Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Säugetierwelt Südamerikas.

Von

Dr. **Th. Arldt** in Radeberg.

Unter den Kontinenten der Erde weist nächst Australien Südamerika die eigenartigste Tierwelt auf, sodaß verschiedene Tiergeographen beide Gebiete der ganzen übrigen festen Erdoberfläche gegenübergestellt haben, wie z. B. Huxley [1]), Sclater [2]), Blanford [3]), Lydekker [4]) und Maas.[5]) Diese Tatsache erklärt sich durch eine langandauernde Isolierung, indem Südamerika fast die ganze Tertiärzeit hindurch von allen andern Festländern durch Meer geschieden war. Infolgedessen konnten hier eigenartige Typen in allen Klassen der Landtiere sich entwickeln und einen außerordentlichen Artenreichtum entfalten, wie wir ihn in gleichem Maß auf der Erde überhaupt nicht wiederfinden. Wie Australien durch seine Beuteltiere und Cloakentiere sich auszeichnet, so sind für Südamerika die breitnasigen Affen, die Zahnarmen und die stachelschweinartigen Nagetiere charakteristisch. Unter den Vögeln spielen Icteriden, Tanagriden, Tyranniden, Formicariiden und ihre Verwandten, Craciden, Tinamiden, Palamedeiden und viele andere die gleiche Rolle,

1) Huxley, T. H., On the classification and distribution of Alectoromorphae and Heteromorphae, in: Proc. zool. Soc. London, 1868, p. 294—319.

2) Sclater, P., The geographical distribution of Mammals, in: Manchester Sc. Lect., 5. and 6., 1874, p. 202—219.

3) Blanford, W. T., Anniversary address to the Geological Society, in: Proc. geol. Soc. London, 1890, p. 43—110.

4) Lydekker, R., A geographical history of Mammals, Cambridge 1896.

5) Maas, Cl., Streitfragen der Tiergeographie, in: Geogr. Zeitschr., 1902, p. 121—140.

und auch Schlangen, Eidechsen, Frösche, Süßwasserfische, Insecten und andere Landtiere haben in dem Kontinent eigenartige Zweige getrieben. Natürlich fehlen neben diesen für Südamerika mehr oder weniger ausschließlich charakteristischen Formen auch solche nicht, die auf nordischen Ursprung weisen, und es erwächst uns nun die Aufgabe, die ursprüngliche Fauna von der später zugewanderten zu scheiden. Im Folgenden soll versucht werden, sie für die jetzt in Südamerika lebenden Säugetiere zu lösen, an anderer Stelle ist dieser Versuch auch auf die andern wichtigern Tiergruppen ausgedehnt worden.[1])

Gerade bei Südamerika läßt sich diese Scheidung verhältnismäßig einfach und sicher durchführen und ist deshalb besonders wichtig, da sie uns wertvolle Anhaltspunkte auch für die andern Süderdteile bietet, bei denen wir in einer weniger glücklichen Lage uns befinden. Es sind uns nämlich aus Südamerika reiche fossile Säugetierfundstellen aus den meisten Abschnitten der Tertiärzeit erhalten, die uns über die frühere Tierwelt dieses Kontinents umfassende Aufschlüsse geben, stehen doch den 466 lebenden südamerikanischen Landsäugetieren über 500 ausgestorbene gegenüber.[2]) Bei einzelnen Gruppen ist das Übergewicht der fossilen Formen ganz außerordentlich, so bei den Zahnarmen (gegen 160 fossile bei 34 lebenden Arten) und bei den Huftieren (ca. 170 bzw. 21). Die Erforschung dieser Formen verdanken wir zumeist dem Direktor des Nationalmuseums von Argentinien, Florentino Ameghino, der in zahlreichen Veröffentlichungen die hauptsächlich in argentinischem Gebiet gemachten Funde beschreibt. Schwierigkeiten machte lange Zeit die Altersbestimmung der einzelnen fossilführenden Schichten. So wurde die älteste versteinerungsreiche Formation [3]) von den einen Forschern dem Eocän, von andern, dem Oligocän, von dritten aber erst dem Miocän zugerechnet. Jetzt zählt wohl die zweite Annahme die meisten Anhänger. Die ältesten Säugetierfunde ent-

1) Arldt, Th., Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt, 1907.

2) Die statistischen Werte stützen sich auf die Angaben von Zittel, Handbuch der Paläontologie, Vol. 4, Mammalia, 1894, und Lydekker, A geographical history of Mammals, 1896, 2. Aufl. 1901, und zwar im Interesse einer gleichartigen Auffassung der Reste. Die neuern Funde sind in der Statistik nicht berücksichtigt, da sie zum Teil noch nicht genügend bestimmt oder noch umstritten sind.

3) Vgl. Die älteste Säugetierfauna Südamerikas und ihre Beziehungen, in: Arch. Naturg., 1907, p. 233—244.

stammen dann in Südamerika dem Eocän, das als Pehuenche-Formation bezeichnet wird, doch waren diese Reste bis vor kurzem außerordentlich spärlich (3 Gattungen) und unsicher. Weit wichtiger ist die darauf folgende Sta. Cruz-Formation, die in Süd-Patagonien entwickelt ist. Hier finden wir 129 Gattungen, von denen allerdings eine Anzahl unsicher ist, dafür sind aber viel neue dazu gekommen. Dem Miocän entspricht die patagonische Formation [1]), die außer in Patagonien auch in Uruguay sich findet und durch marine Ablagerungen von den Sta. Cruz-Schichten getrennt wird. Aus ihr sind 61 Gattungen bekannt. Die nun folgende araukanische Formation ist besonders am Monte Hermoso bei Bahia blanca in Patagonien entwickelt. In ihr hat man 48 Gattungen nachgewiesen. An Formenreichtum den Sta. Cruz-Schichten gleich kommt die Pampas-Formation mit 111 Gattungen, die in Argentinien und Uruguay entwickelt ist und an die Grenze der Pliocän- und der Diluvialzeit zu setzen ist. Der Diluvialzeit selbst gehören die Reste in den brasilianischen Knochenhöhlen und in den vulkanischen Tuffen von Chile, Bolivia und Peru an, 49 Gattungen von Landsäugetieren, zu denen noch 10 Fledermäuse kommen. Zum Vergleich mit den angeführten Zahlen diene, daß jetzt 91 Gattungen in Südamerika heimisch sind, sodaß also zweifellos die Fauna des Kontinents früher reicher war als jetzt.

Die Faunen der Sta. Cruz- und der patagonischen Schichten sind einander sehr ähnlich, die letztere schließt sich als jüngere Entwicklungsstufe an die erstere an, keine Tiergruppe erscheint in ihr unvermittelt neu, ganz anders in den jüngern Schichten. Schon in der araukanischen, besonders aber in der Pampas-Formation treten neue Formen auf, die nicht an die alt-südamerikanischen sich anschließen, sondern an die europäischen und besonders die nordamerikanischen Tiere der mittlern Tertiärzeit. Wir müssen daher annehmen, daß am Ende der Miocänzeit oder am Anfang der Pliocänzeit die jetzige Verbindung zwischen Süd- und Nordamerika sich gebildet hat und daß über die neu erhobene Landbrücke nordamerikanische Formen in den bisher isolierten Kontinent eindrangen. Diese Annahme wird auch durch die Tatsache gestützt, daß gleichzeitig mit dem Auftreten nordischer Formen in Südamerika auch neotropische Tiere in Nordamerika erscheinen. Wir hätten demnach als jüngste Schicht die Tiere zusammenzufassen, die seit dem Pliocän von Nordamerika aus eingewandert sind. Da unter diesen die Raub-

1) Neuerdings Entrerios-Formation genannt.

tiere die wichtigste Rolle spielen und von diesen wieder die Katzenfamilie, so können wir diese Gruppe als die Carnivoren- oder Feliden-Schicht bezeichnen. Ihr steht gegenüber die alttertiäre Fauna Südamerikas, die wir nach der artenreichsten und bezeichnendsten Säugetierordnung als Edentaten-Schicht zusammenfassen. Sie zeigt besonders deutliche verwandtschaftliche Beziehungen zu gewissen Tierformen Afrikas, was nicht verwunderlich erscheint, da viele Tatsachen der Tier- und Pflanzengeographie dafür sprechen, daß der in frühern Erdperioden sicher vorhandene brasilisch-äthiopische Kontinent bis in den Anfang der Tertiärzeit bestanden hat, was auch mit den Befunden der Geologie nicht unverträglich ist. Streitig ist dagegen noch die Herkunft dieser alten Fauna. Einzelne, wie Lydekker, lassen sie von Europa aus über Afrika nach Südamerika gelangen, da von den südlichen Parallelformen die afrikanischen in mehreren Fällen niedriger organisiert sind, andere, wie Schlosser [1]), vermuten, daß im Oligocän oder untern Miocän direkte Einwanderung von Europa stattfand, wieder andere, und diesen möchte ich mich anschließen, leiten dagegen die Sta. Cruz-Fauna von Nordamerika her, aus dem sie vielleicht in der obersten Kreidezeit nach Südamerika gelangt sein könnte. Doch mit diesen 2 Schichten kommen wir noch nicht aus. In den Sta. Cruz-Schichten finden sich Beuteltiere, für die wir weder in Afrika noch im Norden Verwandte finden, dagegen schließen sie sich aufs engste an die australischen Formen an, zum Teil gehören sie vielleicht sogar australischen Familien an. Diese scheinen eine noch ältere Fauna als die Edentaten-Schicht zu repräsentieren. Wir bezeichnen sie als Dasyuriden-Schicht nach der Familie, die fossil in Südamerika, lebend in Australien sich findet. Sehen wir nun zu, wie die südamerikanischen Säugetiere auf diese 3 Schichten zu verteilen sind.

Die Primaten sind in Südamerika durch die platyrrhinen Affen vertreten. Von diesen sind einige lebende Gattungen aus den diluvialen Knochenhöhlen bekannt, sowie 5 fossile Gattungen aus den Sta. Cruz-Schichten. Den dazwischen liegenden Formationen fehlen sie ganz, ein ziemlich merkwürdiger Umstand. Er spricht für die schlechte Erhaltungsfähigkeit der Affen, bilden doch auch

1) Schlosser, M., Über Tullberg's System der Nagetiere nebst Bemerkungen über die fossilen Nager und die während des Tertiärs existierenden Landverbindungen, in: Ctrbl. Mineral. Geol. Paläontol., 1902, p. 747.

die fossilen nur einen geringen Prozentsatz der lebenden Arten, 16 % bei den altweltlichen und nur 7 % bei den amerikanischen. Wir dürfen also trotz dieses Fehlens die Cebiden und Hapaliden unbedenklich der alttertiären Fauna Südamerikas zurechnen. Ihnen entsprechen in Afrika und auf Madagaskar, wo besonders viel alte Formen sich erhalten haben, die Lemuriden, mit denen sie z. B. im Gebisse mehr übereinstimmen als mit den catarrhinen Affen der alten Welt. Doch ist diese Parallele immerhin zweifelhaft, da die Halbaffen auch mancherlei Beziehungen zu Fledermäusen, Insectenfressern und selbst zu den Beuteltieren aufweisen. Jedenfalls haben sich die 3 Zweige des Primatenstamms schon vor der Tertiärzeit getrennt, aus diesem Grund kennen wir auch nicht ihre Stammformen, wie das auch bei den andern Säugetierordnungen der Fall ist. Denn die Fauna der untereocänen Puerco-Beds in Neumexiko können wir höchstens als Schwesterfauna der von Sta. Cruz ansehen Immerhin dürften die dort sich findenden Pachylemuriden der gemeinsamen Wurzel am nächsten stehen, aus der in Afrika die Halbaffen, in Südamerika die Platyrrhinen und in Eurasien die Katarrhinen sich differenziert haben.

Von den Carnivoren erscheinen zuerst die Caniden in der araukanischen Formation. Feliden, Lutrinen und Melinen, die jetzt vorwiegend südamerikanischen Procyoniden und die Ursiden treten in den Pampas-Schichten auf. die Mustelinen gar erst im eigentlichen Diluvium. Es ist also kein Zweifel, daß sie als nordische Einwanderer anzusehen sind. Unter den Feliden, die in dem Kontinent die meisten Formen entwickelten, kamen auch die gewaltigen Machairodinen ins Land, die hier zwei ihrer größten Riesen entwickelten (*M. neogaeus* und *M. ensenadensis*, beide aus den Pampas-Schichten) und die vielleicht sehr wesentlich mit zu der Ausrottung der alteinheimischen Riesenformen beigetragen haben. Was die Ausbreitung der Einwanderer über Südamerika anlangt, so entspricht diese dem Zeitpunkt der Einwanderung. Am weitesten sind die Caniden gekommen, die selbst auf den Falkland-Inseln sich finden, dann folgen die Feliden, die auf dieser Gruppe fehlen, dagegen auf Feuerland heimisch sind. Auch hier fehlen die Melinen, die Lutrinen kommen bis Patagonien, die Procyoniden bis Argentinien und fast so weit wie diese auch die Mustelinen vor. Eine Ausnahme bilden nur die Ursiden, die ausschließlich als Bergtiere vorkommen und im Gebirge in ihrer Ausbreitung zwischen Lutrinen und Procyoniden stehen.

Während die jetzt lebenden Raubtiere einen relativ jungen Zweig

des Säugetierstamms darstellen, der in den meisten Organen, so im Gebiß, in der Muskulatur hoch spezialisiert ist, stellen die Insectivoren einen sehr altertümlichen dar, kommt doch selbst bei lebenden Formen, wie dem Maulwurf, das ursprüngliche Gebiß der Placentalier mit 44 Zähnen vor. Um so merkwürdiger erscheint es uns, daß diese alte Ordnung im eigentlichen Südamerika überhaupt fehlt. Die Soriciden dringen in 1 Art bis Guatemala vor, und auf Cuba und Haiti finden sich ganz isoliert die 2 Arten von *Solenodon*. Bei den Soriciden zeigt schon die jetzige Verbreitung, daß sie erst zu den jüngsten Einwanderern gehören müssen, dementsprechend fehlen von ihnen auch im Gebiet der neotropischen Region alle fossilen Reste. Das letztere gilt auch von der Familie der Solenodontiden, doch müssen deren Verwandte früher weit in Südamerika verbreitet gewesen sein, da sie den Centetiden von Madagaskar so nahe stehen, daß viele Zoologen beide in eine Familie zusammenziehen. Sehen wir uns nach weitern Verwandten um, so sind die Potamogaliden von West-Afrika und die Chrysochloriden von Süd-Afrika zu nennen. Charakteristisch für diese Gruppe von Insectenfressern ist die V-förmige Anordnung der Höcker der Backenzähne, während diese bei den nordischen Familien W-förmig angeordnet sind. Ein Rest aus den Sta. Cruz-Schichten *Necrolestes* gehört nach Ameghino auch hierher, und zwar schließt er sich am besten den Chrysochloriden an. Möglicherweise haben also diese jetzt ausschließlich auf Süd-Afrika beschränkten Tiere, die hier unsere Talpiden vertreten, einst auch jenseits des Atlantischen Ozeans gelebt. Auf jeden Fall müssen wir die Solenodontiden der Edentaten-Schicht zurechnen und als Grund für das auffällige Fehlen in den alten Ablagerungen die schlechte Erhaltungsfähigkeit der durchweg kleinen Insectenfresser ansehen, die sich auch in der lückenhaften Verbreitung der nordischen Insectenfresserfamilien auf die einzelnen Formationen zu erkennen gibt.

Die artenreichste aller Säugetierordnungen ist auch in Südamerika die der Rodentier. Die Mehrzahl der lebenden Formen gehört zu den Myomorphen und zwar zu den Cricetiden, von denen eine Unterfamilie (*Hesperomyinae*) größtenteils auf Südamerika beschränkt ist. Trotzdem müssen wir sie als ebenso junge Einwanderer ansehen wie die Procyoniden, denn sie erscheinen erst in der Pampas-Formation, hier allerdings gleich in 16 Gattungen, während sie in Nordamerika in den pliocänen Loup-Fork-Beds und den untermiocänen John-Day-Beds sich finden. Auch sind in den nordischen

Ablagerungen allein mittel- und alttertiäre Myomorphen gefunden worden. Ebenso sind die Sciuromorphen der Feliden-Schicht zuzurechnen. Einmal fehlen von ihnen Fossilien in Südamerika ganz, während sie im Norden nicht selten sind. Dann spricht auch die Verbreitung der Familien dafür, indem die Sciuriden nur bis etwas über den südlichen Wendekreis hinaus sich verbreitet haben, während die Geomyiden Südamerika in Columbien eben nur gerade betreten. Auch die Lagomorphen gehören zu der gleichen Schicht. Sie sind aus den Pampas-Schichten bekannt, in denen der *Lepus brasiliensis* sich findet, während eine Reihe von Verwandten dem nordamerikanischen Oligocän bis Pliocän angehört. Eigentümlich ist die jetzige Verbreitung der Hasen in Südamerika, die sich auf die Ebenen im Gebiet des Madeira, Pilcomayo und Salado beschränkt, während diese Nager im Andengebiet und in Mittelamerika südöstlich der Landenge von Tehuantepec vollständig fehlen, und doch müssen sie hier einmal gelebt haben, da sie auf anderm Wege nicht ins Gran Chaco gelangen konnten. Vermutlich hängt diese Änderung des Verbreitungsgebiets mit den klimatischen Schwankungen der Eiszeit zusammen. Übrigens ist ein ähnliches Fehlen bzw. Wiederverschwinden in den tropisch-amerikanischen Gebieten bei verschiedenen andern Tierformen zu beobachten, so bei den Bären, den Kamelen und bei verschiedenen Laufkäfergattungen, wie *Carabus*. Diese 3 nordischen Gruppen von Nagern repräsentieren die Hauptmasse der jetzt in Südamerika lebenden Arten dieser Ordnung. Die 4. hier sich findende Gruppe der Hystricomorphen macht aber doch allein über ein Drittel aller Arten aus, und alle diese müssen wir als alteinheimisch ansehen. Fast alle Familien mit Ausnahme der Dasyproctiden sind aus den älteren Ablagerungen von Südamerika bekannt, meist schon aus den Sta. Cruz-Schichten. Selbst einzelne Gattungen haben ein sehr hohes Alter. So findet sich *Lagostomus* von der Sta. Cruz-Formation an in allen Ablagerungen, *Myopotamus* von der patagonischen, *Hydrochoerus* von der araukanischen Formation an. Dies würde also allein schon hinreichen, die Zugehörigkeit dieser Gruppe zur Edentaten-Schicht zu beweisen. Dazu kommen aber noch vielseitige Beziehungen zu Afrika. Mit den süd-afrikanischen Octodontiden sind nächstverwandt die afrikanischen Ctenodactyliden. Eine vielfach zu diesen gerechnete Gattung, das afrikanische Borstenferkel (*Thryonomys*=*Aulacodus*), schließt sich wahrscheinlich noch enger an die sonst rein südamerikanischen Capromyiden an, sodaß wir es dann bei diesen sogar mit korrespondierenden

Gattungen in Afrika und Südamerika zu tun hätten, während sich sonst nur Familien und Unterordnungen entsprechen. Den südamerikanischen Cercolabiden entsprechen in der alten Welt die Hystriciden, deren Verbreitungsbezirk sich auch über das Mittelmeergebiet und die orientalische Region erstreckt, doch spricht nichts dagegen, daß Afrika ihr Verbreitungsmittelpunkt ist. Was nun die Abstammung dieser Nagergruppe anlangt, so bringt man sie meist mit der ausgestorbenen europäischen Familie der Theridomyiden zusammen, von der Schlosser sogar 2 Gattungen direkt zu den sonst rein südamerikanischen Caviiden rechnete. Indessen erscheint dies vom paläogeographischen Standpunkt schwer annehmbar, denn die in Frage kommenden Gattungen gehören dem untern Oligocän bzw. Miocän an. Zu dieser Zeit muß aber Afrika bereits von Südamerika getrennt gewesen sein, und die direkte Verbindung erscheint auch schwer glaublich. Es kann sich hier also nur um eine Parallelentwicklung zweier Zweige handeln, die schon vor der Eocänzeit in Nordamerika auseinander gegangen sein dürften, wie es ähnlich auch Scott angenommen hat. Hier finden wir ja auch die ältesten echten Nagetiere, hier auch die Ordnung der Tillodontier, von denen man allgemein die Rodentier sowohl als die Edentaten ableitet. Auch diese fast ausschließlich nordamerikanische Ordnung hat in den Sta. Cruz-Schichten einen allerdings zweifelhaften Vertreter (*Entocasmus heterogenidens*) aufzuweisen. der, vorausgesetzt daß seine systematische Stellung richtig bestimmt ist, ebenfalls der Edentaten-Schicht zuzurechnen ist.

Wir kommen nun zu den Ungulaten, die zwar jetzt in Südamerika ihrem Artenreichtum nach an vorletzter Stelle stehen, die aber bei Berücksichtigung der fossilen Arten an die zweite Stelle der in dem Kontinent vertretenen Ordnungen vorrücken. Fassen wir zunächst die lebenden Huftiere der neotropischen Region ins Auge, so finden wir sie nur durch 4 Familien vertreten, von denen allein die Cerviden sich über das ganze Kontinent ausgebreitet haben und ziemlichen Artenreichtum zeigen. Alle südamerikanischen Hirsche gehören besondern Gattungen oder Untergattungen an, doch weist keine derselben Reste vor der Pampas-Formation auf, und alle schließen sich eng an die ältern nordischen Formen an, sodaß sie sicher der Feliden-Schicht zuzurechnen sind. Von den Cameliden ist *Auchenia* jetzt charakteristisch für das Andengebiet. Noch reicher war die Familie während der Pampas-Formation vertreten, aus der wir 12 *Auchenia*-Arten

und außerdem 6 nahe verwandte Gattungen kennen. Gleichzeitig lebten aber 2 Kamel-Gattungen auch in Nordamerika und beweisen uns, daß hier die Heimat der südamerikanischen Lamas und der innerasiatischen echten Kamele zu suchen ist, zumal auch alle ältern Angehörigen der Familie vom obern Eocän an bis zum Pliocän ausschließlich nearktisch sind. Weniger weit südwärts als diese Wiederkäuer sind die Dicotylinen vorgedrungen, die jetzt ebenfalls für die neotropische Region charakteristisch sind und doch erst seit der Pampas-Formation in Südamerika sich finden, während ihre ältern Verwandten in Nordamerika heimisch sind. Gleiches gilt auch von den Tapiriden, bei denen sogar die Gattung *Tapirus*, die jetzt außer im tropischen Südamerika auch auf Malakka, Sumatra und Borneo sich findet, im Norden fossil vertreten ist und zwar vom untern Miocän bis zum obern Pliocän Europas; Nordamerika besitzt naheverwandte Formen, während *Tapirus* selbst hier merkwürdigerweise nur aus dem Diluvium bekannt ist. Trotzdem kann die Familie nur über Nordamerika nach der neotropischen Region gelangt sein, wo die ältesten Reste der Pampas-Formation angehören. Einen Rest aus der araukanischen Formation (*Antaodon*) hat man ja auch zu den Tapiriden rechnen wollen, doch gehört er wahrscheinlich zu den Sirenen in die Nähe des südamerikanisch-afrikanischen *Manatus*. Zu diesen noch jetzt lebenden Ungulaten-Familien kommen naheverwandte, die in Südamerika wieder ausgestorben sind. In erster Linie sind die Equiden zu erwähnen. Diese sind in der Pampas-Formation durch eine Gattung, *Hippidion*, vertreten, die sich wie *Equus* an den pliocänen *Pliohippus* Nordamerikas anschließt. Daß diese Pferde in Südamerika wieder ausgestorben sind, wo sich doch jetzt die eingeführten Pferde so außerordentlich gut eingebürgert haben, erscheint uns zunächst wunderbar. Auch hier dürfte die Eiszeit der wirkende Faktor gewesen sein. Die mit ihr verbundene größere Feuchtigkeit und Niederschlagsmenge hat jedenfalls eine weit größere Ausdehnung der Waldgebiete zur Folge gehabt, und dadurch wurde das Lebensgebiet der Steppentiere, zu denen doch die Pferde auch gehören, außerordentlich beschränkt. Eine ähnliche größere Ausdehnung der Waldgebiete in pliocänen und diluvialen Zeiten müssen wir ja auch in andern Gebieten annehmen, so im tropischen Afrika, in Arabien und in Vorderindien, wenn wir die auffällige Übereinstimmung der Waldtiere West-Afrikas und der malayischen Inseln erklären wollen. Ob auch die Rhinoceriden Südamerika in der Pampas-Formation von Nordamerika erreicht haben,

um später wieder auszusterben, erscheint zweifelhaft, da der in Frage kommende Rest (*Plicatodon*) keine sichere Bestimmung zuläßt. Alle bisher besprochenen Huftiere haben wir als späte Einwanderer kennen gelernt, doch machen sie nur etwa $^1/_3$ aller aus Südamerika bekannten Huftierarten aus. Alle andern, die jetzt vollständig ausgestorben sind, gehören der Unterabteilung an, die Häckel als Rodungulaten bezeichnet. Von diesen leben jetzt noch die Hyracoiden Afrikas sowie die Proboscidier, in der Mitte der Tertiärzeit aber erlangten sie ihre Hauptentfaltung. Mindestens 4 Unterordnungen treten hier auf, die Typotherien, Toxodontier, Litopternen und Pyrotherien. Die ersten 3 Unterordnungen sind von den Sta. Cruz- bis zu den Pampas-Schichten verbreitet, die letzte ist auf die Pehuenche- und die Sta. Cruz-Formation beschränkt. Alle zeigen Verwandtschaft zu den Hyracoiden, denen man selbst patagonische Reste zurechnet, doch sind die Hyracoiden z. B. im Bau des Fußgelenks niedriger organisiert als die neotropischen Unterordnungen. Merkwürdig ist die Ähnlichkeit der südamerikanischen Ungulaten mit vielen europäischen Formen. Besonders die Litopternen zeigen eine Parallelentwicklung zu den Unpaarhufern, sodaß man sie deshalb lange Zeit zu diesen stellte und anfangs selbst südamerikanische und europäische Gattungen identifizierte. Immerhin sind noch genügend Unterschiede vorhanden, um die ganze Ähnlichkeit durch konvergente Züchtung zu erklären, die zwar nie zu gleichen, aber doch zu ähnlichen Formen führen kann. Die merkwürdigste, leider auch unsicherste Unterordnung ist die der Pyrotherien, die Scott mit dem australischen *Diprotodon* zusammenstellt. Vielfach werden sie zu den sonst nordamerikanischen Amblypoden gestellt, andrerseits weisen sie aber auch Verwandtschaft zu den Proboscidiern auf. So zeigen ihre Backzähne Ähnlichkeit mit denen des nordischen *Dinotherium*, und sie besaßen auch große Stoßzähne, wenigstens im Unterkiefer. Vielleicht können wir uns die Entwicklung in der Weise vorstellen, daß die Ur-Rodungulaten parallel mit den nordamerikanischen Amblypoden sich in Südamerika entwickelten und hier zunächst in 2 Gruppen sich spalteten, von denen die eine die oben zuerst genannten südamerikanischen Unterordnungen und die afrikanischen Hyracoiden umfaßte, während der zweiten die Pyrotherien angehörten, die in Südamerika bald wieder ausstarben, während in Afrika aus ihnen die Proboscidier sich entwickelten, die an der Wende der Oligocän- und Miocänzeit Europa erreichten. Es würde den Rahmen unserer Aufgabe überschreiten, an dieser Stelle

die Frage weiter zu verfolgen, erwähnt soll nur werden, daß dann das merkwürdig unvermittelte Auftreten riesenhafter Proboscidier im obern Miocän Europas, noch dazu in 2 schon stark differenzierten Familien, sich einfach und ungezwungen erklären würde. Auch stimmt dazu, daß wir die ältesten Reste hierher gehörender Tiere (*Palaeomastodon, Arsinoitherium, Barytherium, Moeritherium*) in Ägypten, also auf dem Boden des alten Südkontinents, gefunden haben, und zwar zeigt das zu unterst gefundene *Moeritherium* Ähnlichkeit mit dem südamerikanischen *Didolodus*. Die Proboscidier haben übrigens auch Südamerika erreicht, aber erst auf dem Umwege über Europa, Asien und Nordamerika. In den Pampas-Schichten kommen ziemlich häufig die Reste von 4 Arten des *Mastodon* vor, und auch in den diluvialen Schichten findet sich *M. humboldti* noch, sodaß diese riesigen Proboscidier erst in der jüngsten geologischen Vergangenheit wieder aus Südamerika verschwunden sein können.

An Artenreichtum stehen den Ungulaten fast genau gleich die Edentaten. Diese sind im engern Sinn ganz auf Südamerika beschränkt. Die afrikanisch-indischen Maniden und Orycteropodiden stehen ihnen ferner, als es gewöhnlich bei Gliedern einer Ordnung der Fall zu sein pflegt, überhaupt ist das Verwandtschaftsverhältnis zwischen beiden Gruppen noch durchaus nicht einwandfrei festgestellt. Von den lebenden Edentaten-Gruppen sind die Dasypoden bereits in den Pehuenche-Schichten bekannt und zwar durch Reste, die man zu dem noch lebenden *Dasypus* stellt. Auch alle jüngern Schichten enthalten hierher gehörige Reste. Die Tardigraden weisen nur 2 Gattungen aus den Sta. Cruz-Schichten auf, fehlen sonst aber gänzlich; als Baumtiere gleichen diese Edentaten in ihrer lückenhaften Überlieferung den ähnlich lebenden Affen. Von den Vermilinguiern werden 2 sehr fragliche Reste aus den gleichen Schichten angeführt, sichere kennen wir von den Pampas-Schichten an. Viel formenreicher als diese noch lebenden Abteilungen sind die beiden fossilen, die Glyptodontier und die Gravigraden, die beide von den Sta. Cruz-Schichten bis zu den Ablagerungen der diluvialen Knochenhöhlen sich finden, um dann vollständig zu verschwinden. Es kann hiernach nicht im geringsten zweifelhaft sein, daß diese Tiere das Hauptelement der alttertiären Säugetierfauna Südamerikas bildeten. Was ihre Herkunft anlangt, so schließen sie sich am engsten an die zu den Tillodontiern gehörigen Stylinodontiden an, die fast ausschließlich im nordamerikanischen untern und mittlern Eocän sich finden, bis auf einen zweifelhaften und seltnen Rest aus dem unter-

oligocänen Bohnerz von Europa. Die Ordnung ist demnach der 2. Schicht der südamerikanischen Säugetierfauna zuzurechnen.

Von Landsäugern bleiben uns nur die Marsupialier noch zu betrachten. Diese sind jetzt in Südamerika vorzugsweise durch die Didelphyiden vertreten, die jetzt dem Kontinent fast ausschließlich angehören, und doch erscheinen auch sie erst in der araukanischen Formation, während uns aus Europa und Nordamerika Reste von *Didelphys* seit dem obern Eocän, Reste anderer Beutelratten sogar aus den zum Senon gehörigen Laramie-Beds des Felsengebirges bekannt sind. Infolgedessen müssen wir auch diese Familie zu den jungen Einwanderern in Südamerika rechnen. Früher sah man einige Reste aus den Sta. Cruz-Schichten als zu den Didelphyiden gehörig an, doch bilden diese wahrscheinlicher eine verwandte Familie (*Microbiotheriidae*), die australischen Typus zeigt. In den gleichen Schichten finden sich weiter 4 Gattungen, die vielleicht direkt an die Dasyuriden sich anschließen, deren 11 lebende Gattungen jetzt nur in Australien leben. Aber nicht bloß die polyprotodonten Marsupialier, auch die diprotodonten, die man früher als rein australisch ansah, finden sich in Südamerika, und zwar sogar noch lebend. 2 Arten aus Ecuador und von Bogotá (*Caenolestes* = *Hyracodon*) wurden früher zu den Didelphyiden gestellt, erst seit 1895 hat man erkannt, daß sie besser an die Diprotodontier sich anschließen, von denen sie eine besondere Familie (*Epanorthidae*) bilden. An sie schließen 3 Gattungen aus den Sta. Cruz-Schichten sich an, während 8 andere zu 2 weitern hierher gehörigen Familien (*Abderitidae* und *Garzoniidae*) zusammenzufassen sind, die Ähnlichkeit mit manchen Phalangeriden Australiens zeigen. Einen sehr zweifelhaften Rest (*Mesitotherium*) hat man sogar in die Familie der Macropodiden stellen wollen. Endlich finden sich in den Sta. Cruz-Schichten noch eine Reihe von Gattungen (*Borhyaenidae*), die jedenfalls eine selbständige Abzweigung des Beuteltierstamms (Sparassodontia) bilden, die in Südamerika die Rolle der Raubtiere spielte. Hieran schließen sich vielleicht auch einige Reste aus der patagonischen Formation (z. B. *Cynonasua*) an. An einen Zusammenhang mit den Creodontiern ist doch wohl kaum zu denken, wenn auch die Entdeckung einer rudimentären Placenta bei *Perameles* durch J. P. Hill den Gedanken angeregt hat, daß wir in den Beuteltieren nicht ohne weiteres ein Überbleibsel einer frühern Entwicklungsstufe sehen können. Es sind schließlich zu viele anatomische Ähnlichkeiten zwischen den Beutlern vorhanden, als daß man einen polyphyletischen Ursprung

derselben annehmen könnte. Es sind also unzweifelhafte Beziehungen zu Australien vorhanden, die bei den Tieren der Edentaten-Schicht fehlen, dafür fehlen bei den Beuteltieren alle Anklänge an Afrika. Bemerkenswert ist auch das frühzeitige Verschwinden der Beuteltiere, von denen nur kümmerliche Reste sich bis in die Jetztzeit erhalten haben. Es sind nun zwei Möglichkeiten vorhanden, nach denen der Faunenaustausch zwischen Australien und Südamerika erfolgt sein kann, sei es über den antarktischen Kontinent, sei es über ein Festland an Stelle der ozeanischen Inselwelt. Meist nimmt man nach der jetzigen Verbreitung in Australien die Heimat der Beuteltiere an, doch scheint mir die entgegengesetzte Annahme die leichter erklärbare. Es spricht mancherlei dafür, daß Südafrika im Perm die Heimat der Säugetiere wurde, die hier aus den Theromorphen sich entwickelten. Ihre Verbreitung erfolgte meiner Ansicht nach in folgender Weise. Ein Teil (Allotheria) breitete sich nach Europa (vor dem Keuper) und von hier nach Nordamerika (vor dem Malm) aus. Ein zweiter (Monotremata) gelangte über Madagaskar und Indien, vielleicht auch direkt über das in der Trias noch bestehende Gondwanaland nach Australien, dessen älteste Säugetierbevölkerung bildend, deren Überbleibsel wir in *Ornithorhynchus*, *Echidna* und *Proëchidna* sehen. Ein dritter Teil endlich (Pantotheria) gelangte vor dem Keuper nach Südamerika und Nordamerika, in welchen beiden Kontinenten aus ihnen die Marsupialier hervorgingen, im Norden die Prodidelphier, an die die Placentalier sich anschließen, im Süden die Polyprotodontier, von denen bald die Diprotodontier und Sparassodontier sich abspalteten. Die beiden ersten Gruppen gelangten auf einem der beiden angegebenen Wege nach Australien, wo sie sich weiter ausbildeten, während sie in Südamerika infolge der Konkurrenz der von Norden eindringenden Formen bald verschwanden. Einem Teil von ihnen gelang es aber doch, in entgegengesetzter Richtung sich ausbreitend, am Ende der Kreidezeit nach Nordamerika und im Eocän nach Europa zu gelangen und sich hier im Kampf mit den höhern Tieren zu behaupten, mit denen diese Familie schließlich wieder in Südamerika eindrang. Es ist mir keine Tatsache bekannt, die sich nicht mit dieser Annahme zusammenbringen ließe, sodaß also die Wahrscheinlichkeit dafür spricht, wenn sie sich nicht auch positiv erweisen läßt, da leider unsere paläontologischen Urkunden zu lückenhaft sind.

Nachdem wir so die einzelnen Ordnungen der Landsäugetiere besprochen haben, sei die Verteilung der einzelnen Gruppen auf die

3 Schichten noch einmal übersichtlich zusammengestellt und gleichzeitig die Zahl der Arten und Gattungen bei den einzelnen Gruppen angegeben, wobei wir uns wieder auf Zittel und Lydekker stützen. Die ersten Zahlen geben die lebenden, die zweiten die fossilen Formen an.

Dasyuriden-Schicht	Edentaten-Schicht	Feliden-Schicht
I. Arten.		
	Platyrrhinae 114 bzw. 8	Carnivora 46 bzw. 29
	Solenodontidae etc. 2 „ 1	Soricidae 1 „ 0
	Hystricomorpha 85 „ ca. 120	Lagomorpha, Myomorpha, Sciuromorpha 140 „ 0
	Tillodontia 0 „ 1	
	Rodungulata (ohne *Mastodon*) 0 „ 125	Typungulata (mit *Mastodon*) 21 „ 46
Marsupialia (ohne Didelphyidae) 2 bzw. ca. 40	Edentata 34 „ ca. 160	Didelphyidae 21 „ 4
2 bzw. ca. 40	235 bzw. ca. 415	229 bzw. 80
II. Gattungen.		
	Platyrrhinae 12 bzw. 5	Carnivora 15 bzw. 5
	Solenodontidae etc. 1 „ 1	Soricidae 1 „ 0
	Hystricomorpha 26 „ 52	Lagomorpha, Myomorpha, Sciuromorpha 14 „ 0
	Tillodontia 0 „ 1	
	Rodungulata (ohne *Mastodon*) 0 „ 49	Typungulata (mit *Mastodon*) 7 „ 12
Marsupialia (ohne Didelphyidae 1 bzw. 37	Edentata 12 „ 79	Didelphyidae 3 „ 0
1 bzw. 37	51 bzw. 187	40 bzw. 17
III. Familien.		
	Platyrrhinae 2 bzw. 0	Carnivora 5 bzw. 0
	Solenodontidae etc. 1 „ 1	Soricidae 1 „ 0
	Hystricomorpha 6 „ 2	Lagomorpha, Myomorpha, Sciuromorpha 5 „ 0
	Tillodontia 0 „ 1	
	Rodungulata (ohne Proboscidea) 0 „ 10	Typungulata (mit Proboscidea) 4 „ 2
Marsupialia (ohne Didelphyidae) 1 bzw. 6	Edentata 3 „ 7	Didelphyidae 1 „ 0
1 bzw. 6	12 bzw. 21	16 bzw. 2

Hiernach läßt sich der Prozentsatz berechnen, nach dem die einzelnen Schichten in Südamerika vertreten sind. Wir erhalten dann folgende Zusammenstellung.

	Arten	Gattungen	Familien
a) Lebende Formen	%	%	%
Feliden-Schicht	49	44	55
Edentaten-Schicht	50	55	41
Dasyuriden-Schicht	1	1	3
b) Lebende und fossile Formen			
Feliden-Schicht	31	17	31
Edentaten-Schicht	65	72	57
Dasyuriden-Schicht	4	11	12

Daß bei Betrachtung nur der lebenden Formen die jüngste Schicht einen höhern Prozentsatz aufweist als bei Einrechnung der fossilen ist erklärlich, da durch sie ja viel alte Tiergruppen vernichtet wurden. Im ganzen zeigt sich aber ein beträchtliches Überwiegen der Edentaten-Schicht, besonders wenn wir die Gesamtfauna ins Auge fassen. Bezeichnend ist auch die große Anzahl von Formen, die seit dem Pliocän für Südamerika charakteristisch geworden sind, wie die Procyoniden, die Hesperomyinen, die Aucheniinen, die Dicotylinen, Tapiriden und Didelphyiden, die wir alle nach ihrer jetzigen Verbreitung für alteinheimisch im Kontinent halten könnten, lehrten die Paläontologie und der Vergleich mit andern Tierregionen es uns nicht besser.

Zum Schluß werfen wir noch einen Blick auf die übrigen Säugetierordnungen. Die Chiropteren haben zwar nur Reste in den brasilischen Knochenhöhlen hinterlassen, doch sprechen verschiedene Gründe dafür, daß sie schon weit früher in Südamerika weilten. Einmal sind dies Beziehungen zu Australien. So steht die eine Unterfamilie der Noctilioniden bildende *Mystacina tuberculata* von Neuseeland den fast rein neotropischen Phyllostomatiden so nahe, daß man sie ebensogut zu diesen rechnen könnte. Unter den Vespertilioniden zeigt ebenfalls eine Gattung (*Scotophilus*) Beziehungen zwischen Amerika und Australien, und dann ist diese bereits seit dem Eocän bekannte Familie so außerordentlich verbreitungsfähig, daß sie die landfernsten polynesischen Inseln erreicht hat und wir unbedingt annehmen müssen, daß sie auch das durch Inseln noch unterbrochene amerikanische Mittelmeer während der ältern Tertiärzeit überschritten haben.

Was die Seesäugetiere anlangt, so finden sich die ältesten Reste

von Sirenen in Südamerika in miocänen Ablagerungen, auf den Antillen sogar im Eocän, sodaß also schon an den Küsten des noch isolierten Kontinents diese Pflanzenfresser des Meers weideten. Reste von Cetaceen finden sich vom Oligocän an, und zwar Physeteriden, Platanistiden und die ausgestorbenen Squalodontiden. Auch die Pinnipedier besitzen im Miocän einen Vertreter aus der Familie der Otariiden, sodaß also alle diese Tiere jedenfalls zwischen der Edentaten- und der Feliden-Schicht in die südamerikanischen Gewässer gelangt sind. Wir können uns also in jeder Beziehung ein ungefähres Bild der Säugetierfauna Südamerikas in den einzelnen Perioden der Tertiärzeit machen, und wie schon oben erwähnt, gibt die Gliederung, die wir in Südamerika, gestützt auf tiergeographische, systematische und paläontologische Tatsachen, haben vornehmen können, uns eine sichere Grundlage, um zunächst die Säugetierwelt Australiens und besonders Afrikas und Madagaskars einem ähnlichen Sonderungsprozeß zu unterziehen, und indirekt können wir selbst bei einer Betrachtung der indischen und holarktischen Fauna Nutzen aus den oben erhaltenen Ergebnissen ziehen.